

## TINJAUANULANG

### AKUMULASISOLUT DAN REGULASIOSMOTIKDALAM SEL TUMBUHAN PADA KONDISISTRES AIR

[Solute Accumulation and Osmotic Adjustment in Stressed Plant Cells  
During Drought]

**B Paul Naiola**

Laboratorium Fisiologi Stres-Treub

Balai Penelitian Botani, Pusat Penelitian Biologi-LIPI

#### **ABSTRACT**

One of the interesting topic in Plant-Water Relations is the synthesis and accumulation of solutes by plant cells and within those cells. This paper is to make a short review upon this topic. It shows the relationship of water potential components of plant cells ( $\psi$  - total water potential,  $\psi_s$  - osmotic potential and  $\psi_p$ -turgor pressure), in accordance with environmental fluctuations (especially water stress), osmotic regulation (osmotic adjustment) and the role of solute synthesis and accumulation in plant cells when drought develop. Proline (among sugars and organic acids), dominates most of the available reports as both an osmotic constituent/ osmotic agent and a compatible solute. Such a reviewed topic that still less available in Indonesian.

**Kata kunci:** Stres air, sintesa solut, akumulasi solut, konstituen osmotik, solut kompatibel, komponen potensial air, regulasi osmotik, proline, gula, asam organik.

#### **PENDAHULUAN**

Mengamati perkembangan atau trend studi "Plant-Water Relations" (PWR) yakni tentang hubungan tumbuhan dan air (beberapa kalangan mengindonesiakan sebagai "Tata Air Tumbuhan"), akan dengan jelas tampak bahwa sampai dengan era sebelum tahun 1990-an, fokus pekerjaan para peminat, masih menitikberatkan pada "Plant Physiology" dalam arti sebenarnya. Setidak-tidaknya tersirat dalam buku terkenal yang merupakan salah satu buku standar utama para peminat bidang PWR yaitu "*Water Relations of Plants*" karangan Kramer PJ (1983), diterbitkan oleh Academic. Buku ini merupakan salah satu sumber utama bahan konsultasi PRW. Dalam perkembangan lanjutan (era pasca 1990-an), jelas terlihat fenomena bidang PWR mulai menyentuh dan menetrasi wilayah biologi molekuler dan bioteknologi.

Tulisan berikut adalah suatu tinjauan ulang (review) terhadap salah satu aspek yang paling menarik dalam bidang PWR yaitu "akumulasi solut oleh sel tumbuhan" jika mengalami stres air (drought). Seperti topik lain dalam biologi, sintesa dan akumulasi solut juga sudah menyentuh aspek biologi molekuler. Jika ada peminat yang bermaksud lebih mendalami aspek

biologi molekuler dan bioteknologi dari akumulasi solut, dapat melakukan kajian lanjut. Setidak-tidaknya sebuah buku yang dapat dijadikan bahan sumber konsultasi adalah "*Stress Responses of Photosynthetic Organisms - Molecular Mechanisms and Molecular Regulations*" yang diedit oleh Satoh K dan Murata N (1998), diterbitkan oleh Elsevier. Ini merupakan suatu kumpulan karangan yang cukup memberikan gambaran dasar tentang biologi molekuler stres pada tumbuhan (suhu, cahaya, salinitas, ionik dan kekeringan). Tetapi peminat harus tetap berkonsultasi dengan buku pegangan utama para pekerja PWR karangan Kramer tersebut di atas; karena dalam buku ini dengan jelas dibahas dasar teori dan teori dasar tentang PWR.

#### **Akumulasi Solut: regulasi osmotik**

Keseimbangan air dalam tumbuh tumbuhan dikendalikan oleh 3 jenis potensial yang secara alamiah bekerja dan saling berinteraksi dalam sel jaringan tumbuhan yaitu potensial air total ( $\psi$ ), potensial osmotik ( $\psi_s$ ) dan potensial turgor  $\psi_p$ . Ketiga potensial ini saling berinteraksi sepanjang hidup sel/jaringan dan mengendalikan berbagai mekanisme dalam tubuh tumbuhan seperti transportasi air, transportasi hara

dan pembelahan sel (Naiola dan Hoesen, 2003). Interaksi antara ketiga komponen potesial ini dirumuskan dalam persamaan di bawah:

$$\Psi = \Psi_{it} + \Psi_p \text{ (Kramer, 1983; Tyree dan Jarvis, 1982);}$$

di mana  $\Psi$  adalah potensial air total,  $\Psi_0$  menunjukkan potensial osmotik dan adalah tekanan turgor  $\Psi_p$ . Potensial air total ( $\Psi$ ), adalah perbedaan potensial kimia air pada suatu tingkat dalam suatu sistem dengan air murni pada suhu yang sama dan pada tekanan udara 1 atmosfer yang setara dengan  $10^2$  kPa (Sutcliffe, 1979). Potensial air dikontrol oleh suhu dan konsentrasi solut. Solut (solute) adalah bahan-bahan terlarut - *the substances which is dissolved* (Gosward, 1996) - yang pada konteks ini, adalah bahan-bahan terlarut dalam sel tumbuhan. Solut dapat berupa bahan organik maupun anorganik.

Sel-sel tumbuhan yang mengalami stres air, potensial air ( $\Psi$ ) akan bergerak ke arah lebih negative (lebih rendah), karena potensial air adalah fungsi kandungan air. Beberapa spesies tumbuhan mampu mengembangkan mekanisme internal untuk mengantisipasi perubahan potensial air ini; yaitu dengan cara mengatur nilai potensial osmotiknya ke arah lebih negative/ lebih rendah (*lower osmotic potential*), mengikuti arah potensial air, yang dikenal dengan istilah regulasi osmotik (osmotic adjustment; osmoregulation). Regulasi osmotik dicapai dengan cara mensintesa dan mengakumulasi beberapa solut dengan berat molekul kecil dalam selnya - dalam semua kompartemen sel seperti vakuol, sitoplasma dan organela (Kauss, 1977; Zimmermann, 1978; Sutcliffe, 1979; Ford dan Wilson, 1981; Tyree dan Jarvis, 1982; Naiola, 1996). Semakin banyak solut diakumulasi dalam cairan sel tumbuhan, nilai potensial osmotik ( $\Psi_0$ ) semakin besar (lebih rendah - lebih negatif).

Dalam tubuh tumbuhan, solut terdapat dalam semua larutan, baik dalam sel, ruang-ruang antarsel ataupun kanal-kanal penghubung lainnya. Keterdapatannya solute dalam cairan tumbuhan (sel), menyebabkan air murni (pure water) belum pernah ditemukan dalam cairan tumbuhan (sel). Pengukuran yang pernah dilakukan menunjukkan bahwa titik beku cairan dalam tubuh tumbuhan tidak pernah mencapai

$0^\circ\text{C}$  (nol derajat - yaitu titik beku untuk air murni - *pure water*), karena adanya solut yang terlarut (Sutcliffe, 1979).

Akumulasi solut dalam regulasi osmotik perlu dibedakan dari konsentrasi solut karena sel kehilangan air (Turner dan Jones, 1980; Morgan, 1984). Perubahan nilai osmotik yang semata-mata disebabkan oleh konsentrasi pasif karena sel kehilangan air, dapat dirumuskan sebagai berikut:

$$\Psi_{\pi} = \frac{\Psi_{\pi 0} V_0}{V}$$

di mana  $\Psi_{\pi 0}$  adalah nilai potensial osmotik pada keadaan tekanan turgor maksimum,  $V_0$  menunjukkan volume osmotik pada tekanan turgor maksimum,  $\Psi_{\pi}$  nilai osmotik final dan  $V$  adalah volume osmotik final. Dalam hal ini, kelakuan sel layaknya sebuah osmometer (Ben-Amotz, 1974; Turner dan Jones, 1980; Morgan, 1984), tanpa akumulasi solut baik dari hasil sintesis maupun retransport. Regulasi volume berhenti jika telah dicapai keseimbangan air (Zimmermann, 1978); dengan demikian tidak berlangsung upaya mempertahankan turgor (*no turgor maintenance*).

Sintesa dan akumulasi solut dalam sel, menjamin terjadinya fluktuasi nilai potensial osmotik tetap mengikuti fluktuasi potensial air yang dikendalikan oleh fluktuasi lingkungan (harian maupun musiman). Dengan demikian, dapat meningkatkan kemampuan seluler yang dalam kondisi stres air, masih dapat mempertahankan sejumlah volume air tertentu dalam selnya, agar nilai turgor tetap dipertahankan di atas nol.

Nilai turgor positif (*positive turgor pressure*) menyebabkan keseimbangan air dalam sel terjaga, sehingga air tidak keluar meninggalkan sel. Oleh karena potensial turgor yang bekerja mengarah ke dinding sel tetap positif, keseimbangan sel akan tetap terjaga sehingga proses metabolisme dalam sel tetap dipertahankan - oleh karena itu pembelahan sel, walaupun dalam kondisi potensial air sangat rendah (*low water potential*). Namun jika jumlah solut dalam sel mencapai tingkat maksimum, sedangkan kondisi luar sel masih tetap menyebabkan ketidakseimbangan osmotik, air akan terus menerus meninggalkan sel,

potensial air menjadi lebih negatif, dan pada suatu kondisi, potensial air menjadi setara dengan potensial osmotik, turgor mencapai titik nol, tekanan dinding sel nol, metabolisme terhenti, pertumbuhan terhenti pula (Sutcliffe, 1979; Kramer, 1983; Tyree dan Jarvis, 1982; Naiola, 1996).

### Klasifikasi solut

Dari sudut pandang kimia, akumulasi solut ini dapat dibagi menjadi 2 kelompok yaitu solut:

- a. Anorganik dan
- b. Organik.

Pada kelompok anorganik, biasanya kalium/potassium ( $K^+$ ). Beberapa laporan menyebutkan Natrium ( $Na^+$ ) dan klorida ( $Cl^-$ ) diakumulasi juga sebagai solut (Jones *et al.*, 1980; Ford dan Wilson, 1981; Marschner, 1986; Kyland dan Quatrano, 1975).

Asam amino (khususnya proline) dan gula dipandang sebagai solut organik yang paling penting. Beberapa asam organik juga dapat berperan sebagai solut dalam kondisi stres air. Tabel 1, mendaftar beberapa solut yang diakumulasi oleh tumbuhan dalam kondisi stres air yang diekstrak dari berbagai laporan.

### Asal muasal dan kontribusi solut

Sel-sel tumbuhan dalam keadaan stres, dapat memperoleh solut dengan 3 sumber, yaitu dengan melakukan sintesa, pemecahan komponen kompleks menjadi lebih simpel dan retransport. Bukti terjadinya sintesa baru dan akumulasi solut dapat dilihat dari perbedaan yang signifikan antara konsentrasi suatu solut sebelum dan dalam kondisi stres (sampel kontrol dan sampel treatment). Proline pada sorgum dan bunga matahari dapat diakumulasi hingga lebih dari 100 kali yaitu perbandingan sampel kontrol-terairi baik dan sampel uji-stres/tidak terairi (Jones *et al.*, 1986). Akumulasi sukrosa meningkat signifikan pada 4 spesies rumput (Ford dan Wilson, 1981) dan pada sorgum dan bunga matahari (Jones *et al.*, 1980). Konsentrasi gula mencapai tiga kali lebih tinggi pada jagung yang mengalami stres dibanding perlakuan kontrol (Premachandra *et al.*, 1989).

Solut yang berasal dari komponen sederhana yang dipecah dari komponen yang kompleks ditemukan oleh Munns dan Weir (1981) pada gandum - yaitu

reduksi konsumsi karbohidrat pada daun gandum yang sedang berkembang setara dengan kenaikan/akumulasi gula untuk regulasi osmotik. Sedangkan Fukutoku dan Yamada (1981) mengungkapkan bahwa nitrogen yang dilabel dalam protein pada kedelai, ternyata ditemukan pada proline pada sampel yang diperlakukan stres.

Sumber solut yang diakumulasi juga dari import (Morgan, 1984). Meyer dan Boyer (1981) membuktikan bahwa jika kotiledon pada kedelai diambil, maka tingkat/besaran regulasi osmotik pada hipokotil akan mengalami penurunan; yang membuktikan bahwa transpor solut dari kotiledon, mutlak dibutuhkan dalam proses regulasi ini. Aspinall dan Paleg (1981) menduga bahwa retransport proline dapat terjadi dari daun yang mengalami penuaan ke daun yang sedang mengalami stres.

Solut juga dapat disintesa dan diakumulasi oleh sel tumbuhan dalam kondisi stres air, tetapi tidak berperan dalam memperbaiki nilai osmotik potensial. Naiola *et al.* (1989) menemukan bahwa sintesa dan akumulasi fenil-etil-amine pada *Acacia iteaphylla* meningkat secara signifikan jika tanaman (anakan pot) mengalami stres air. Namun kenaikan solut ini tidak berhubungan dengan fluktuasi komponen potensial air (khususnya potensial osmotik) selama berlangsungnya stres.

Jones *et al.* (1980) mengkalkulasi kontribusi solut organik maupun anorganik terhadap regulasi osmotik, menemukan hanya 84% dan 53% pada sorgum dan bunga matahari yang mengalami stres berat. Sedangkan pada sorgum stres sedang (moderate) kontribusi ini mencapai 100 %. Nilai kontribusi yang tidak terdeteksi, mungkin berasal dari aspek biofisik seperti berkembangnya sel-sel yang lebih kecil dan dinding sel yang lebih elastis. Sementara itu, Pavlik (1984) mengestimasi kontribusi akumulasi solut terhadap regulasi osmotik pada sejenis rumput *Elymus mollis*, mencapai 72%; sedangkan 28% lainnya digenerasikan dari penurunan volume air simplastik (air yang terdapat dalam sel; dibedakan dengan air apoplastik - yang menempati dinding sel).

### Solut Kompatibel

Dalam bidang "Plant Water Relations" dikenal istilah "compatible solute" atau solut kompatibel. Istilah

yang dikemukakan oleh Brown dan Simpson (1972) ini, dikenakan terhadap komponen-komponen kimia dengan berat molekular rendah (*low molecular weight*) yang diakumulasi oleh sel tumbuhan selama stres berlangsung. Komponen-komponen ini meliputi asam amino (terutama proline dan betain), gula-gula, asam organik, poliol seperti sorbitol dan manitol (Borowitzka dan Brown, 1974; Wyn-Jones dan Gorham, 1983; Tyree dan Jarvis, 1982); komponen-komponen ini dipandang sebagai solut yang kompatibel dengan enzim-enzim dalam sel tumbuhan, dipercaya memiliki sifat yang menguntungkan meskipun sel-sel tumbuhan dalam kondisi stres air. Sebagai konstituen osmotik, komponen-komponen tsb. bersifat tidak menghambat, kerja enzim (*poor enzyme inhibiting*), tidak atau kurang toksik dan bersifat melindungi, oleh karena itu tetap menjamin berlangsungnya sistem kerja enzim walaupun dalam kondisi stres air. Sering disebut sebagai komponen yang "kompatibel" dengan fungsi-fungsi metabolik.

Bagaimana dengan ion-ion anorganik seperti kalium (potassium) dan natrium (sodium) yang dikenal sebagai ion-ion yang pada tingkat tertentu dapat bersifat toksik terhadap sel tumbuhan? Sejumlah spesies tumbuhan mengakumulasinya dalam kondisi stres (Tabel 1). Sebaliknya, ion-ion ini seyogiyanya tidak boleh dipertahankan dalam sel pada konsentrasi tinggi. Konsentrasi  $K^+$  sekitar 125 mmol akan menghambat sintesa protein (Marschner, 1986), sementara akumulasi monovalen ion seperti  $K^+$  dan  $Na^+$  pada tingkat konsentrasi 250 mmol dalam sitoplasma akan menimbulkan toksisitas pada metabolisme (Flower dan Yeo, 1986).

Dalam hal konsentrasi ion-ion anorganik, kontribusinya terhadap nilai osmotik lebih pada efek konsentrasi yang tidak dapat dihindari (*cf.* Flower dan Yeo, 1986); sementara orang menduga bahwa jika konsentrasi ion-ion ini meningkat pada level toksik, maka peran solut kompatibel (seperti proline) berperan di sini, yakni sebagai negative charge terhadap ion-ion tsb (*cf.* Weimberg *et al.*, 1986).

#### Catatan Akhir

Tinjauan singkat di atas memberikan gambaran bahwa dalam kondisi stres air, tumbuhan memiliki

sejumlah mekanisme untuk mengatasi stres lingkungan (air) ini. Salah satu mekanisme, adalah sintesa dan akumulasi solut untuk meregulasi nilai osmotik sel (osmotic adjustment, osmoregulation), mengikuti turunya nilai potensial air, yang adalah fungsi dari kandungan air dalam tumbuh tumbuhan. Peran utama solut yang diakumulasi (dari hasil sintesa baru, retransport atau impor dan pemecahan komponen kompleks menjadi lebih sederhana), adalah untuk mempertahankan nilai osmotik sel agar mampu mengikuti gerakan jatuhnya potensial air, sebagai akibat kehilangan air. Hasil regulasi osmotik, adalah turgor yang tetap dipertahankan di atas nol untuk melanjutkan pertumbuhan (pembelahan sel), atau setidaknya menghindari kelayuan yang dapat membahayakan kehidupan sel dan kompartemennya.

Sejauh yang dilaporkan, proline paling banyak mendapat perhatian para peminat PWR, dan merupakan komponen organik utama yang sering ditemukan disintesa dan diakumulasi dalam sel; proline dipandang sebagai agen osmotik atau *osmotic constituent* jika tumbuhan mengalami stres air. Proline tetap menarik karena masih tetap mengundang kontroversi. Sejumlah peminat memandang-proline sebagai suatu agen osmotikum, yang mampu mengendalikan ketidak-sinkronian enzimatik pada sel tumbuhan jika dalam kondisi stres air (compatible solute) dan meningkatkan nilai osmotik sel (osmotic constituent). Artinya, spesies/varietas atau galur yang mampu mensintesa dan mengakumulasi proline dalam kondisi stres air, akan mampu mengatasi stres ini sesuai dengan penjelasan perannya di atas. Dengan kata lain, sintesa dan akumulasi proline bersifat genetik. Sehingga terdapat kemungkinan bahwa kemampuan mensintesa dan mengakumulasi proline dapat direayasa untuk mendapatkan keturunan yang bersifat *drought resistance*. Namun peminat lain memandang bahwa proline hanya sebagai suatu simptom (gejala) saja dalam kondisi stres air, tanpa peran sebagai pengatur nilai osmotik dan sintesa serta akumulasinya tidak memiliki hubungan dengan daya resistensi spesies/varietas atau galur terhadap stres air (misalnya Hanson *et al.*, 1977; Tully *et al.*, 1979; Ibarra-Caballero *et al.*, 1988). (Jika ada peminat yang tertarik, topik ini dipersilakan untuk dikaji lanjut secara khusus pada kesempatan tersendiri).

Selain itu, arah kajian terhadap komponen organik yang disintesa dan diakumulasi oleh sel tumbuhan dalam kondisi stres air, ditujukan juga pada upaya menemukan komponen-komponen organik baru yang sesungguhnya berperan sebagai *osmotic constituent/osmotic agent* dan *compatible solute* dalam sel tumbuhan, jika mengalami stres air. Jika ditinjau lebih jauh, tampak bahwa spesies tumbuhan yang dilaporkan sebagian besar dari wilayah beriklim sedang. Kekayaan tumbuhan kawasan tropik masih luput dari investigasi. Diperkirakan bahwa kekayaan spesies tumbuhan tropik seperti Indonesia, masih menyediakan banyak informasi tentang solut baru terutama solut organik yang bersifat kompatibel dan terakumulasi selama stres air berlangsung. Terungkapnya solut baru yang terakumulasi pada tumbuhan tropik yang mengalami stres air (di luar proline, gula dan asam organik yang sudah diketahui), sesungguhnya akan merupakan sumbangan yang sangat bernilai bagi kekayaan khazanah pengetahuan 'Plant-Water Relations'.

#### BAHANPUSTAKA

- Aspinall D and Paleg LG 1981.** Proline accumulation: physiological aspects. *In: The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants.* LG Paleg and D Aspinall (Eds.). Academic. Sydney, Australia.
- Barlow EWR, Munns R, Schott NS, and Reisner AH. 1976.** Water potential, growth and polyribosome content of the stressed wheat apex. *Journal of Experimental Botany* 28,909-916.
- Barnett NM and Naylor AW. 1966.** Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiology, Lancaster* 41, 1222-1230.
- Ben-Amotz A. 1974.** Osmoregulation mechanism in the halophytic alga *Dunaliella parva*. *In: Membrane Transport in Plants.* U Zimmermann and J Dainty (Eds.).
- Borowitzka L and Brown AD. 1974.** The salt relation of marine and halophyllic species of the unicellular green algae, *Dunaliella*: the role of glycerol as a compatible solute. *Archives of Microbiology*, 96,37-52.
- Brown AD and Simpson JR. 1972.** Water relations of sugar-tolerant yeast: the role of intercellular polyols. *Journal of General Microbiology* 72, 589-591.
- Cutler JM and Rains DW. 1978.** Effect of water stress and hardening on the internal water relations and osmotic adjustment on cotton leaves. *Physiologia lantarum* 42,261-268.
- Dhindsa R, Beasley CA and Ting IP. 1975.** Osmoregulation in cotton fiber: Accumulation of potassium and malate during growth. *Plant Physiology* 56,394-398.
- Flower TJ and Yeo AR. 1986.** Ion relations of plants under drought. *In: Plant Growth, Drought and salinity.* NC Turner and JB Passioura (Eds.). CSIRO, Australia.
- Ford CW and Wilson JR. 1981.** Changes in levels of solute during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *Australian Journal of Plant Physiology* 8, 77-91.
- Fukutoku Y and Yamada Y. 1981.** Sources of praline nitrogen in water-stressed soybean (*Glycine max* L.). I: Protein metabolism and praline accumulation. *Plant and Cell Physiology* 22, 1397-1404.
- Gebre GM, Kuhns MR and Brandle JR. 1994.** Organic solute accumulation and dehydration tolerance in three water-stressed *Populus deltoides* clones. *Tree Physiology* 14,575-587.
- Goswani CL. 1996.** *A Dictionary of Plant Physiology.* CBS, New Delhi.
- Hanson AD, Nelsen CE and Everson EH. 1977.** Evaluation of praline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. *Crop Science* 17,720-726.
- Ibarra-Caballero J, Villanueva-Verduzco C, Molina-Galan J and Sanches-de Jimenez E. 1988.** Proline accumulation as a symptom of drought stress in maize: a tissue differentiation requirements. *Journal of Experimental Botany* 39,889-897.

- Jager and Meyer. 1977.** Effect of water stress on growth and praline metabolism of *Phaseolus vulgaris* L. *Oecologia* 30,83-96.
- Jones MM, Osmond CB and Turner NC. 1980.** Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. *Australian Journal of Plant Physiology* 7,193-205.
- Jones GP, Naidu BP, Starr RK and Paleg LG 1986.** Estimates of solutes accumulation in plants by <sup>1</sup>H nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Australian Journal of Plant Physiology* 13,649-658.
- Kauss H. 1977.** Biochemistry of osmoregulation. In: *International Review of Biochemistry*, Vol 13: Plant Biochemistry. DH Northcote (Ed.). University Park, Baltimore.
- Kemble AR and MacPherson HT. 1954.** Liberation of aminoacids in perennial rye-grass during wilting. *Biochemistry Journal* 58,46-49.
- Kim JW and Kim JH. 1994.** Comparison of adjustment to drought stress among seedlings of several oak species. *Journal of Plant Biology* 37, 343-347.
- Kramer PJ. 1983.** *Water Relations of Plants*. Academic. Orlando.
- Kylin A and Quatrano RS. 1975.** Metabolic and biochemical aspects of salt tolerance. In: *Plants in Saline Environments*. A Poljakoff-Mayber and J Gale (Eds.). Springer-Verlag, Berlin.
- Maestri M, MattaFMD, Regazzi AJ and Barros RS. 1995.** Accumulation of praline and quaternary ammonium compounds in mature leaves of water-stressed coffee plants (*Coffea Arabica* and *C. canephora*). *Journal of Horticultural Science* 70,229-233.
- Marschner H. 1986.** *Mineral Nutrition in Higher Plants*. Academic, London.
- Meyer RF and Boyer JS. 1981.** Osmoregulation, solute distribution and growth in soybean seedlings having low water potential. *Planta* 151, 482-489.
- Morgan J. (1984).** Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35,299-319.
- Munns R and Weir R. 1981.** Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Australian Journal of Plant Physiology* 8, 93-105.
- Naidu BP. 1987.** Variability in the Accumulation of Amino Acids and Glycinebetaine in Wheat and Barley Under Environmental Stresses. *PhD Thesis*. The University of Adelaide, Australia.
- Naidu BP Jones GP, Paleg LG and Poljakoff-Mayber A. 1987.** Proline analogues in *Melaleuca* species: response of *M. lanceolata* and *M. uncinata* to water stress and salinity. *Australian Journal of Plant Physiology* 14,669-677.
- Naiola BP, Naidu BP, Jones GP, Sinclair R and Paleg LG 1989.** Accumulation of phenylethylamine in water-stressed *Acacia iteaphylla*. (Unpublished Results).
- Naiola BP. 1996.** Regulasi Osmotik pada Tumbuhan Tinggi.//ayatf3(1), 1-6.
- Naiola BP dan Hoesen DSH. 2003.** Fluktuasi Air dalam Tumbuhan (Plant Water Relations) dan Stabilitas Taman Nasional Gunung Halimun: Kianak (*Castanopsis accuminatissima* (Bl.) DC). *Berita Biologi* 6 (4), 601-607.
- Parameshwara BM. 1984.** Stress Effects in Alfalfa (*Medicago sativa*) Seedlings in Relation to Proline and Betaines. *PhD Thesis*. The University of Adelaide, Australia.
- Pavlik BM. 1984.** Seasonal changes of osmotic pressure, symplastic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses *in situ* along the coast of Oregon. *Plant, Cell and Environment* 7,531-539.
- Premachandra, G, S., Saneoka H., Fujita K. and Ogata S. (1992).** Leaf water relations, osmotic adjustment, cell membrane stability, epicuticular wax load and growth as affected by increasing water deficits in sorghum. *J. Exp. Bot.* 43, 1569-1576.
- Raggi V. 1994.** Changes in free aminoacids and osmotic adjustment in leaves of water-stressed bean. *Physiologia Plantarum* 91,427-434.



- Satoh K dan Murata N. 1998.** *Stress Responses of Photosynthetic Organisms-Molecular Mechanisms and Molecular Regulations*. Elsevier, Tokyo, Amsterdam.
- Singh TN, Aspinall D and PAleg LG. 1972.** Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: a potential metabolic measure of drought resistance. *Nature New Biology (London)* **236**,188-190.
- Sutcliffe JF. 1979.** *Plants and Water*. Edward Arnold. London.
- Tschaplinski TJ and Tuskan GA. 1994.** Water stress tolerance of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. II: Metabolites and inorganic ions that constitute osmotic adjustment. *Canadian Journal of Forest Research* **24**,681 -687.
- Tully RE, Hanson AD and Nelsen CE. 1979.** Proline accumulation in water-stressed barley leaves in relation to translocation and nitrogen budget. *Plant Physiology* **63**,518-523.
- Turner NC and Jones MM. 1980.** Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stresses*. NC Turner and PJ Kramer (Eds.). John Wiley, New York.
- Tyree MT and Jarvis PG. 1982.** Water in Tissues and Cells. In: *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology* **12B**, 35-77. Springer-Verlag, Berlin.
- Wang ZC and Stutte GW. 1992.** The role of carbohydrate in active osmotic adjustment in apple under water stress. *Journal of American Society for Horticultural Science* **117**,816-823.
- Weimberg HR, Lerner HR and Poljakoff-Mayber A. 1982.** A relationship between potassium, and proline accumulation in salt-stressed *Sorghum bicolor*. *Physiologia Plantarum* **55**, 5-10.
- Wijana G. 2001.** Analisis fisiologi, biokimia dan molekuler sifat toleran tanaman kelapa sawit (*Elaeis guineensis* Jacq.) terhadap cekaman kekeringan. *Disertasi Doktor*. Institut Pertanian Bogor, Bogor.
- Wyn-Jones RG and Gorham J. 1983.** Osmoregulation. In: *Physiological Plant Ecology III: Responses to the chemical and biological environment. Encyclopedia of Plant Physiology New Series* **12C**, 35-58. OL Lange, Nobel PS, Osmond CB and Ziegler H (Eds.). Springer-Verlag.
- Zimmermann U. 1978.** Physics of Turgor and Osmoregulation. *Annual Review of Plant Physiology* **29**,121-148.

Tabel 1. Daftar beberapa solut yang diakumulasi dalam sel tumbuhan yang mengalami stres air.

Jenis solute (1)	Spesies tumbuhan (2)	Famili (3)	Referensi (4)
Proline	Rye grass - <i>Lolium perenne</i> Turnip - <i>Brassica rapa</i> Bermuda grass - <i>Cynodon dactylon</i> kedelai - <i>Glycine max</i> Barlei - <i>Hordeum vulgare</i> Green panic - <i>Panicum</i> sp. Buffel grass - <i>Cenchrus ciliaris</i> Spear grass Alfalfa - <i>Medicago sativa</i> Gandum - <i>Triticum aestivum</i> <i>Melaleuca</i> Oak - <i>Quercus</i> sp. Kopi - <i>Coffea arabica</i> <i>C. cenophora</i> Kelapa sawit ( <i>Elaeis guineensis</i> )	Poaceae Brassicaceae Poaceae Papilionaceae Poaceae Poaceae Poaceae Poaceae Papilionaceae Poaceae Myrtaceae Fagaceae Rubiaceae  Arecaceae	Kemble and MacPherson, 1954 Thompson and Morris, 1957 Barnett and Naylor, 1966 Jager and Meyer, 1977 Singh <i>etal</i> , 1973 Ford and Wilson, 1981 Idem Idem Parameshwara, 1984 Naidu, 1987 NaidueJa/., 1987 Kim and Kim, 1994 Maestri <i>et ah</i> , 1995  Wijana(2001)
Betaine	Green panic - <i>Panicum</i> sp. Buffel grass - <i>Cenchrus ciliaris</i>	Poaceae Poaceae	Ford and Wilson, 1981 Idem
Asam amino (total)	Sorgum - <i>Sorghum bicolor</i> Bunga matahari - <i>Helianthus annuus</i>	Poaceae Asteraceae	Jones <i>et ah</i> , 1980 Idem
Sukrosa	Green panic - <i>Panicum</i> sp. Buffel grass - <i>Cenchrus ciliaris</i> Spear grass Poaceae <i>Populus deltoides</i>	Poaceae Poaceae Poaceae Papilionaceae Salicaceae	Ford and Wilson, 1981 Idem Idem Meyer and Boyer, 1981 Gebre <i>et ah</i> , 1994
Fruktosa	Green panic - <i>Panicum</i> sp. Spear grass Apel - <i>Malus</i> <i>Populus deltoides</i>	Poaceae Poaceae Rosaceae Salicaceae	Ford and Wilson, 1981 Idem Wang and Stutte, 1992 Gebre <i>etal.</i> , 1994
Glukosa	Spear grass Apel - <i>Malus</i> <i>Populus deltoides</i>	Poaceae Rosaceae Salicaceae	Ford and Wilson, 1981 Wang and Stutte, 1992 Gebre <i>etal.</i> , 1994
Glukosa + Fruktosa	Kedelai - <i>Glycine max</i>	Papilionaceae	Meyer and Boyer, 1981
Gula terlarut	Kapas - <i>Gossypium</i> Jagung - <i>Zea mays</i>	Malvaceae Poaceae	Cutler and Rains, 1978 Barlow <i>etal.</i> , 1976
Ion anorganik -Kalium (K <sup>+</sup> )	Kapas (pada serat) Sorgum - <i>Sorghum bicolor</i> Buffel grass - <i>Cenchrus ciliaris</i> Spear grass <i>Populus deltoides</i>	Bombacaceae Poaceae Poaceae Poaceae Salicaceae	Dhindsa <i>et ah</i> , 1975 Jones e« <i>ah</i> , 1980 Ford and Wilson, 1981 Idem Tschaplinski and Tuskan, 1994
-Natrium (Na <sup>+</sup> )	Kapas - <i>Gossypium</i> Green panic - <i>Panicum</i> sp.	Bombacaceae Poaceae	Cutler and Rains, 1978 Ford and Wilson, 1981
-Klorida (Cl)	Sorgum - <i>Sorghum bicolor</i> Green panic - <i>Panicum</i> sp. Buffel grass - <i>Cenchrus ciliaris</i> Spear grass Siratro	Poaceae Poaceae Poaceae Poaceae Poaceae	Jones ef a/., 1980 Ford and Wilson, 1981 Idem Idem Idem